Über korrelative Transpiration mit Hauptrücksicht auf Anisophyllie und Phototrophie

(Vorläufige Mitteilung)

von

J. Wiesner,
w. M. k. Akad.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. Juli 1905.)

Vorbemerkung.

Der Zweck der vorliegenden kleinen Abhandlung besteht darin, an der Hand einiger Versuchsreihen und unter Rücksichtnahme auf einige ältere, von mir schon früher veröffentlichten Beobachtungen, ferner auf Grund der Angaben einiger anderer Forscher zu zeigen, daß die in der Pflanze durch Transpiration hervorgerufene Wasserbewegung nicht immer, wie derzeit wohl fast allgemein angenommen wird, den Charakter des »aufsteigenden Wasserstroms« (»Transpirationsstrom«) an sich trägt, sondern daß bei ungleicher Transpiration auch anderweitige Verschiebungen des Wassers in der Pflanze statthaben. Da diese durch ungleiche Transpiration hervorgerufenen Wasserverschiebungen bestimmte Gestaltänderungen und bestimmte Funktionen im Gefolge haben, so fasse ich diesen ganzen Erscheinungskomplex als korrelative Transpiration zusammen.

Es wird hiedurch, wie ich meine, ein neues weites Arbeitsfeld im Gebiete der Transpiration und der Anpassungslehre eröffnet, auf welches ich hier, allerdings unter Zugrundelegung bestimmter Tatsachen, bloß hindeuten will, weshalb ich diese

kleine Schrift im Gewande einer vorläufigen Mitteilung der Öffentlichkeit übergebe.

I.

Ich beginne meine Darstellung mit der Beschreibung eines sehr einfachen Versuches, dessen Resultat den meisten Pflanzenphysiologen geradezu paradox erscheinen dürfte.

Junge, in Entwicklung begriffene, vertikal aufgewachsene Sprosse der Roßkastanie wurden in nassen Sand gesetzt oder mit den Schnittenden der Zweige in Wasser gehalten und an einem Südfenster so aufgestellt, daß die Hälfte der Blätter genau im Meridian zu stehen kam: ein Viertel der Blätter war der stärksten Sonnenbeleuchtung ausgesetzt, ein anderes Viertel lag mehr oder minder im Schatten der besonnten Blätter. Die andere Hälfte des Laubes war so gelegen, daß die Blätter paarweise der gleichen Beleuchtung ausgesetzt waren. Es standen also die aufeinander folgenden Blattpaare in der Weise, daß die Blätter des einen Paares einer ungleichen, die des anderen einer gleichen Beleuchtung ausgesetzt waren.

Alle Blätter der in Verwendung gestandenen Sprosse waren noch unvollständig entwickelt. Die am meisten ausgebildeten Blätter hatten erst eine Länge von 8 bis 10 *cm* erreicht. Der Sand, in welchem die Sprosse standen, wurde stets stark nass erhalten. Die Sprosse entwickelten sich unter diesen Verhältnissen in 8 bis 14 Tagen ziemlich gut weiter.

Während der Mittagszeit, aber auch vorher und nachher starker Sonnenwirkung ausgesetzt — die Versuche wurden von Ende April bis Ende Juni fortgeführt — zeigte das Laub nun ein merkwürdiges Verhalten, indem gerade diejenigen Blätter, welche der stärksten Sonnenwirkung ausgesetzt waren (die nach Süden gerichteten), sich am kräftigsten entwickelten, während die am schwächsten beleuchteten am meisten zurückblieben, alsbald zu welken begannen und später sogar vertrockneten. Von vornherein wäre zu vermuten gewesen, daß die so stark besonnten Südblätter zuerst verwelken und daß die im Schatten stehenden am längsten frisch bleiben müßten. Allein, wie oft auch der Versuch wiederholt wurde, es zeigte sich stets dasselbe: Die am stärksten besonnten Blätter

(ich nenne sie im nachfolgenden kurz »Sonnenblätter«) entwickelten sich am kräftigsten, während die gleich alten, relativ viel schwächer beleuchteten (ich nenne sie im nachfolgenden »Schattenblätter«) in der Entwicklung zurückblieben, verwelkten und endlich vertrockneten.

Doch auch jene Blattpaare, deren Blätter, rechts oder links stehend, gleichen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt waren, boten ein Verhalten dar, welches nicht minder paradox erscheinen dürfte als das der ungleich beleuchteten, gleichalterigen Blätter. Es zeigte sich nämlich an den gleichalterigen und in gleichem Maße beleuchteten Blättern, daß die vorderen, stark besonnten Blättchen frisch blieben, kräftiger wuchsen als die rückwärtigen, schwach beleuchteten Blättchen; die letzteren blieben im Wachstum zurück, verwelkten, begannen zu vertrocknen und lösten sich von den gemeinschaftlichen Blattstielen organisch los, während die vorderen Blätter noch ganz frisch erschienen.

Diese Versuche wurden in verschiedener Weise abgeändert. Zunächst wurde der Unterschied in der Beleuchtung zwischen den nach Süd und Nord gewendeten Blättern gleichen Alters in dem Sinne geändert, daß die letzteren durch Schirme stark abgeblendet wurden. Sie erhielten gar kein Sonnenlicht und standen infolge der Beschirmung in einem sehr schwachen diffusen Lichte. Es zeigte sich nun, daß die so künstlich beschatteten Blätter noch früher welkten, vertrockneten und abfielen als die unabgeblendeten.

Ich bemerke noch, daß nach dem Abfallen der Schattenblätter die Sonnenblätter alsbald zu welken und abzutrocknen begannen und später gleichfalls abfielen. Ich werde weiter unten eine ausreichende Erklärung dieser Erscheinung geben.

Eine andere Abänderung der Versuchsanstellung bestand darin, daß ich Seitensprosse in Verwendung nahm, welche schon in dem frühen Entwicklungsstadium, in welchem ich sie benützte, den anisophyllen Charakter an sich trugen. Ein Teil dieser Sprosse wurde, gleichfalls mit dem unteren Sproßende in feuchtem Sande oder im Wasser, so aufgestellt, daß die größeren Blätter der anisophyllen Paare nach Süden gekehrt waren. Es

trat dieselbe Erscheinung wie in der oben mitgeteilten Versuchsreihe ein, nur mit dem Unterschiede, daß die (kleinen) Schattenblätter noch rascher verwelkten, vertrockneten und abfielen als in der früheren Versuchsreihe. In anderen Fällen wurden die Sprosse so orientiert, daß die kleinen Blätter der anisophyllen Paare nach Süd gerichtet wurden. Es trat eine Umkehrung der ursprünglichen Anisophyllie ein und Hand in Hand damit stellte sich, aber relativ spät, ein Verwelken der Schattenblätter ein. Später vertrockneten die anfänglich größeren Blätter der Blattpaare, worauf wie immer ein Vertrocknen und endlich eine Ablösung der Schattenblätter folgte.

Es wurde also in meinen Versuchen Anisophyllie ontogenetisch, nämlich unter den äußeren Bedingungen der Entwicklung, hervorgerufen: bei den isophyllen, vertikal aufgewachsenen Sprossen trat später Anisophyllie ein, bei den anisophyllen konnte durch passende Aufstellung, nämlich durch Änderung der Beleuchtung, wie wir gesehen haben, eine Umkehrung der Anisophyllie zu stande gebracht werden.

Inwieweit die hier vorgeführten Erscheinungen zur Erklärung der Anisophyllie herangezogen werden können, will ich, soweit dies in dieser kurzen vorliegenden vorläufigen Mitteilung möglich ist, weiter unten zu prüfen versuchen. In den vorstehenden Zeilen wollte ich nur die Erscheinung selbst und, mit bestimmter Absicht, ihren scheinbar paradoxen Charakter in den Vordergrund stellen.

In derselben Absicht führe ich noch eine verwandte Erscheinung vor, welche gleichfalls, mit den Augen vieler Pflanzenphysiologen gesehen, paradox erscheint. Ich meine die von mir vor Jahren konstatierte Erscheinung des Welkens von Sproßgipfeln unter Wasser.[1] Gelegentlich meiner Ausführungen über den absteigenden Wasserstrom[2] habe ich die genannte Erscheinung genau beschrieben und an der Weinrebe erläutert. Ich zeigte nämlich folgendes: Wenn man einen Sproßgipfel des Weinstockes, von den übrigen Teilen

[1] Diese Sitzungsberichte, Bd. 86 (1882).

[2] Botan. Zeitung, 1889, p. 1 ff.

getrennt, unter Wasser liegen läßt, so wird er alsbald turgeszent, und zwar in hohem Grade. Taucht man nun einen reichbeblätterten Sproß der Weinrebe mit dem Gipfel unter Wasser, während die Blätter transpirieren, so wird der Sproßgipfel mehr oder weniger rasch und mehr oder weniger stark welk. Das Welkwerden tritt am raschesten und am stärksten ein, wenn das transpirierende Laub der Sonne ausgesetzt wird. In kürzester Zeit wird der Sproßgipfel unter Wasser welk, nämlich völlig schlaff.

II.

Warum tritt uns diese Erscheinung und auch die oben geschilderte als ein förmliches Paradoxon entgegen? Offenbar, weil unser Wissen über die innerhalb der Pflanze vor sich gehende Wasserbewegung bei der Transpiration ein noch sehr lückenhaftes ist und wir die genannten Erscheinungen in das landläufige Schema der in der Pflanze stattfindenden Wasserbewegung nicht einreihen können.

Wir kennen nur den gewöhnlichsten Fall, daß nämlich das Blatt aus dem Holzkörper das Wasser bei der Transpiration aus der Tiefe emporhebt, wohin es aus dem Boden gekommen ist. Diesen gewöhnlichen Fall nimmt man als den allein existierenden an und darum erscheint es uns paradox, daß der Sproßgipfel eines stark transpirierenden Sprosses unter Wasser welkt, hier, wo das durch Verdunstung die Pflanze verlassende Wasser tatsächlich vom Gipfel nach unten geleitet und dem Gipfel durch die tiefer stehenden transpirierenden Organe entrissen wird. Und es erscheint uns paradox, daß von zwei gleichalterigen Blättern das im Schatten stehende früher welkt als das der glühenden Sonnenhitze ausgesetzte, weil wir nicht daran denken, daß das stärker transpirierende sein Wasser auch von einem schwächer transpirierenden beziehen kann und dieses welkt nicht infolge stärkerer Wasserabgabe nach außen, sondern weil ihm das Wasser durch ein stärker verdunstendes Organ entrissen wird, ähnlich so, wie dem Sproßgipfel durch tiefer situierte Blätter Wasser entzogen werden kann.

Es ist hier schon ausgedrückt, wie die oben mitgeteilten Versuche zu deuten sind: daß nämlich erstlich von den beiden gleich alten Blättern eines Paares, von welchen das eine starker Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist, das andere in einem viel schwächeren Lichte sich befindet, das erstere dem letzteren das Wasser entzieht. Daß das Sonnenblatt dem Schattenblatt Wasser entzieht, geht nicht nur aus dem schon mitgeteilten Resultat des Versuches hervor, sondern ergibt sich auch aus der Tatsache, daß das der Sonnenwirkung ausgesetzte Blatt alsbald durch Vertrocknung zu Grunde geht, wenn das Schattenblatt vertrocknet oder gar schon abgefallen ist. Ja, bei aufmerksamer Beobachtung kann es nicht entgehen, daß das Sonnenblatt sein Wachstum einstellt, wenn das Schattenblatt ins Stadium des starken Welkens getreten ist. Hingegen läßt sich das Sonnenblatt noch lange im Wachstum unterhalten, wenn man das Schattenblatt unter Wasser hält. Wenn man das Sonnenblatt bei hohem Sonnenstande zwingt, seine Fläche in senkrechter Lage den Sonnenstrahlen darzubieten, kann es sogar vorkommen, daß das unter Wasser gehaltene Schattenblatt Anzeichen des Welkens darbietet.

Die enorm starke Transpiration von grünen Organen, welche intensivem Sonnenlichte ausgesetzt sind, wird verständlich, wenn man sich der von mir zuerst ausgeführten Versuche über die Beschleunigung der Transpiration durch das Chlorophyll erinnert.[1] Diese später von so vielen Forschern bestätigte Erscheinung[2] ist in neuerer Zeit von Horace Brown und Escombe[3] weiter verfolgt worden, wobei es sich herausstellte, in welchem enormen Maße die Energie des Sonnenlichtes gerade bei der Transpiration grüner Organe ausgenützt wird, welch hoher Anteil dieser Energie bei der Verdunstung grüner Organe im Vergleich zur Energie des diffusen Tageslichtes zur

[1] Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. 74 (1877).

[2] Siehe hierüber Burgerstein, Die Transpiration der Pflanze. Jena, 1904, p. 100 ff.

[3] H. Brown, Adress to the chemical section of the British Association for the Advancement of Science. Dower, 1899. Siehe auch H. Hesselmann, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Jena, 1904.

Verwertung kommt, aber auch wie groß dieser Anteil ist im Vergleich zu jenem, welcher die Assimilation bewirkt.

Wenn man, bei übrigens gleicher Aufstellung, die Schattenblätter abschneidet, so erkennt man, daß die Sonnenblätter im Wachstum zurückbleiben und bald zu welken beginnen.

Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, daß bei der von mir gewählten Versuchsanstellung die normale Wasserversorgung vom Holzkörper her nicht ausreicht, um die wachsenden und stark transpirierenden Blätter mit der erforderlichen Wassermenge zu versorgen, vielmehr diese Blätter anderen, schwächer transpirierenden das Wasser entziehen, und es wird weiter unten zu untersuchen sein, ob dieses an abgeschnittenen Zweigen gewonnene Resultat auch auf die normal bewurzelte Pflanze übertragen werden darf.

Ich greife meiner Darstellung vor, indem ich die Frage bejahe. Ich will nämlich schon an dieser Stelle betonen, daß wir es hier nicht etwa mit einem Ausnahmsfall zu tun haben, sondern mit einer weitverbreiteten Erscheinung, welche sich darin ausspricht, daß stark transpirierende Organe anderen, weniger oder nicht transpirierenden Organen Wasser entziehen. Ich fasse, wie ich schon in der Vorbemerkung sagte, diesen Erscheinungskomplex als korrelative Transpiration zusammen. Ich will mit diesem Worte ausdrücken, daß es sich hier nicht bloß um eine durch Transpiration hervorgerufene, von dem aufsteigenden Wasserstrom verschiedene Verschiebung des Wassers innerhalb der Organe der Pflanze handelt, sondern daß diese Verschiebung im Dienste des Lebens steht und zur Ursache sehr verschiedener Lebensäußerungen wird.

Wie schon bemerkt, habe ich zuerst auf den »absteigenden Wasserstrom« der Pflanze die Aufmerksamkeit gelenkt und auf Grund dieser Erscheinung den Beweis geliefert, daß durch denselben das Öffnen der Blüten vieler Pflanzen bewirkt oder doch begünstigt wird.[1]

Später zeigte ich, daß unter dem Einfluß des absteigenden Wasserstromes die Kronenblätter länger an der Blüte haften

---

[1] Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen. Diese Sitzungsberichte, Bd. 86 (1882).

als bei Ausschluß desselben oder gar bei Ausschluß der Transpiration im absolut feuchten Raume.[1]

Aber nicht nur das Leben der Blüten, sondern auch das der oberirdischen Vegetationsorgane steht unter dem Einfluß des absteigenden Wasserstromes. So habe ich darauf hingewiesen, welche Änderungen im Habitus der Pflanze sich bei Ausschluß des absteigenden Wasserstromes einstellen und wie die Bildung von Axillar- und Terminalknospen unter dem Einfluß des absteigenden Wasserstromes hervorgerufen, begünstigt oder eingeleitet wird.[2] Es soll weiter unten gezeigt werden, daß die korrelative Transpiration auch bei dem Zustandekommen der Anisophyllie und Phototrophie beteiligt ist.

Außer diesen von mir zuerst konstatierten Fällen von korrelativer Transpiration ist mir durch die Literatur nur bekannt geworden, was Burgerstein in seiner verdienstvollen, oben bereits genannten Monographie der Transpiration in dem Kapitel Deplacement des Wassers anführt.[3] Hier heißt es: »Zu den Einrichtungen, die es den Sukkulenten und Halbsukkulenten ermöglichen, längere Trockenperioden schadlos zu überdauern, gehört die Erscheinung, daß bei längerem Wassermangel wegen Bodentrockenheit die jüngeren Blätter und Terminalteile Wasser den älteren Blättern entziehen. Infolge dieses ökologisch bedeutungsvollen ,Deplacements des Wassers', auf welches, wie ich glaube, zuerst Meschajeff[4] aufmerksam gemacht hat, welken und vertrocknen bei wochenlang sistierter Wurzeltätigkeit die älteren, unteren Blätter teils infolge eigener Transpiration, teils wegen Wasserabgabe an die jüngeren Blätter, während sich gleichzeitig der Terminalteil nicht nur lebend erhält, sondern sich sogar langsam weiter entwickeln kann.« Burgerstein führt im Anschluß an diese Angabe Meschajeff's die Beobachtungen von Schimper und Haberlandt an, daß bei epiphytischen Peperomien und Gesneraceen beziehungsweise bei *Rhizophora mucronata* die alternden

---

[1], [2] Botan. Zeitung, 1889, p. 1 ff.

[3] L. c., p. 228.

[4] V. Meschajeff, Über die Anpassungen zum Aufrechthalten der Pflanzen und die Wasserversorgung bei der Transpiration. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. Moscou, 1883.

Blätter, bevor sie zu Wasserreservoirs für die jüngeren werden, durch starke Wasseraufnahme ihr Volumen beträchtlich vergrößern.

Dieses »Deplacement des Wassers«, wie Meschajeff und nach ihm Burgerstein die angeführte Erscheinung nennt, geht in der Richtung des aufsteigenden Wasserstromes, also in einer dem »absteigenden Wasserstrom« entgegengesetzten Richtung. Aber alle diese Erscheinungen, desgleichen die oben beschriebene, auf das Laub der Roßkastanien Bezug nehmende Erscheinung, bei welcher die Wasserverschiebung in transversaler Richtung fortschreitet, sind nur spezielle Fälle der oben genannten »korrelativen Transpiration«.

III.

Es kann nach den mitgeteilen Versuchsergebnissen wohl keinem Zweifel unterliegen, daß an abgeschnittenen Laubsprossen der Roßkastanie die Sonnenblätter den Schattenblättern Wasser entziehen und daß im Gefolge dieser Erscheinung sich eine Ungleichblätterigkeit einstellt, welche sich als eine künstlich hervorgerufene Anisophyllie darstellt.

Nunmehr soll untersucht werden, ob die hier an abgeschnittenen Zweigen beobachteten Tatsachen eine Übertragung auf die normale Pflanze zulassen.

Ich muß gleich bemerken, daß an normalen, in Topfkulturen genügend feucht gestellten Pflanzen (kleinen Roßkastanienbäumchen), welche sich mit den abgeschnittenen Sprossen unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen und sonstigen gleichen äußeren Vegetationsbedingungen befanden, ein auffälliges Welken, Eintrocknen und frühzeitiger Abfall der Schattenblätter nicht beobachtet wurde. Wohl aber konnte mit Zuhilfenahme der Stahl'schen Kobaltpapierprobe eine außerordentlich verstärkte Transpiration der Sonnenblätter im Vergleich mit den Schattenblättern und Hand in Hand damit eine mehr oder minder scharf ausgesprochene Anisophyllie der ungleich beleuchteten Blattpaare konstatiert werden, wobei die Sonnenblätter größer waren als die gleich alten Schattenblätter.

Am schärfsten trat die Anisophyllie an verkümmerten Seitensprossen auf und wieder waren es die stärker beleuchteten Blätter der anisophyllen Blattpaare, welche die gleichaltrigen Schattenblätter an Größe überragten.

An eingetopften Roßkastanien, welche sehr trocken gehalten wurden und infolgedessen nicht gut gediehen, trat die Anisophyllie viel schärfer hervor als an gut kultivierten Exemplaren. An solchen trocken gehaltenen Bäumchen war hin und wieder ein deutliches Welken der noch in Entwicklung befindlichen Schattenblätter zn beobachten, auch manchmal eine frühzeitige Ablösung der letzteren im Vergleich zu den Sonnenblättern. An solchen trocken gezogenen Bäumchen befanden sich viele Seitensprosse in einem Zustande starker Verkümmerung und gerade an diesen Seitensprossen war die Anisophyllie eine höchst auffallende. Einzelne dieser Seitensprosse brachten nur ein Laubblatt hervor; es befand sich an der Außenseite des Sprosses, während das gegenüberliegende, an der Innenseite gelegene, nur als Tegment ausgebildet war. Auch die besser zur Entwicklung gekommenen Sprosse zeigten eine viel stärker ausgeprägte Anisophyllie als die normaler Bäume.

Immer waren es die stärker beleuchteten Blätter der einzelnen Blattpaare, welche sich stärker ausbildeten.

In höchst auffallender Weise stellte sich die Anisophyllie an Roßkastanienbäumchen ein, welche Jahre hindurch in Wasserkultur gehalten, an einem Südfenster stehend, einer aufmerksamen Beobachtung unterzogen wurden. Seit Jahren machte ich an diesen Bäumchen die Beobachtung, daß ihre Seitensprosse in hohem Grade anisophyll sind. Die Anisophyllie dieser Sprosse geht oft so weit, daß, wie an den früher genannten Versuchsbäumchen, an den verkümmerten Seitensprossen nur ein Blatt, und zwar das äußere, stärker beleuchtete als Laubblatt ausgebildet war, während das innere Blatt einen schuppenförmigen Charakter angenommen hatte.

Auch die Blattform gemahnte vielfach an die der eingangs beschriebenen, einseitig besonnten Sprosse; die vorderen, am stärksten besonnt gewesenen Blättchen waren stark ausgebildet, die rückwärtigen verkümmert oder vollständig unterdrückt.

Man wird wohl aus allen diesen Beobachtungen ableiten dürfen, daß unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen die Zweige der bewurzelten Pflanzen sich im wesentlichen ebenso verhielten wie die abgeschnittenen Zweige, mit dem Unterschiede, daß an den letzteren die Sonnenblätter den Schattenblättern das Wasser stärker entzogen haben, als dies bei den bewurzelten Pflanzen der Fall war. Und dies ist wohl auch leicht erklärlich, da die Wasserversorgung bei den bewurzelten Pflanzen vom Substrat her eine stärkere war als bei den abgeschnittenen, in feuchtem Sande oder im Wasser gehaltenen Sprossen.

Es scheint mir bemerkenswert, daß die Fähigkeit der an abgeschnittenen Zweigen befindlichen Sonnenblätter, den gegenüberstehenden Schattenblättern Wasser zu entziehen, nur so lange anhält, als sie sich noch im Zustande der Entwicklung befinden. Im völlig ausgebildeten Zustand ist diese Fähigkeit entweder nicht mehr nachweisbar oder nur in sehr geringem Grade ausgeprägt.

Ich habe mit zahlreichen abgeschnittenen Sprossen von *Aesculus hippocastanum*, deren Blätter vollkommen ausgebildet waren und keine Spur von Wachstum mehr erkennen ließen, die entsprechenden Versuche vorgenommen. Die Zweige wurden in feuchten Sand gestellt oder in Wassergefäßen gehalten, die abwechselnden Blattpaare nach Süd—Nord orientiert, an einem Südfenster aufgestellt und die nach Nord gerichteten Blätter nach Bedürfnis beschattet. Es trockneten in der Regel die Sonnenblätter früher aus als die Schattenblätter. In einzelnen Fällen, namentlich an stark anisophyllen Sprossen, war ein stärkeres Welken oder ein beginnendes Eintrocknen zuerst an den (kleinen) Schattenblättern zu bemerken. Daraus scheint zu folgen, daß eine, wenngleich nur schwache Absaugung der Schattenblätter durch die stark besonnten Blätter auch im vollkommen ausgebildeten Zustande des Laubes sich einstellt. Oft war aber ein solches Absaugen nicht wahrzunehmen; niemals aber war die Absaugung so stark, wie an Sprossen, deren Blätter noch in Entwicklung begriffen waren.

Auf eine — aber jedenfalls nur schwache — Absaugung der Schattenblätter durch die Sonnenblätter läßt der Umstand schließen, daß die ersteren sich im austrocknenden Zustande

früher ablösten als die letzteren, was, wie wir gesehen haben, bei jungen, abgeschnittenen, einseitig beleuchteten Sprossen mit großer Schärfe hervortritt.

Die korrelative Transpiration stellt sich also gerade in jenen Entwicklungsstadien der Sprosse am vollkommensten ein, in welchen die Entstehung der Anisophyllie noch möglich ist.

Aber auch an eingetopften Roßkastanien habe ich eine ähnliche Beobachtung gemacht. Hält man den Boden derselben aufs äußerste trocken und sorgt man durch Abschattung, daß die Schattenblätter nicht von der Sonne getroffen werden, während die Sonnenblätter der stärksten Sonnenstrahlung ausgesetzt sind, so trocknen die Schattenblätter früher ein als die Sonnenblätter und lösen sich auch früher als diese vom Stamme los. Wenn die Blätter solcher Bäumchen sich noch im letzten Stadium des Wachstums befinden, so lassen die Schattenblätter nicht selten noch ein deutliches Welken erkennen.

Man wird nach alldem also wohl auch für die normale Pflanze annehmen dürfen, daß bei starker Transpiration infolge direkter Insolation eines Teils des Laubes, die stärker oder die ausschließlich besonnten Laubblätter den weniger stark beleuchteten einen Teil des Wassers entziehen. Durch diese ungleiche Wasserverteilung kann aber die Anisophyllie befördert werden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf eine interessante Form der Anisophyllie die Aufmerksamkeit lenken. Ich habe schon früher einmal auf eine sogenannte »herbstliche Anisophyllie«[1] hingewiesen. Ich zeigte, daß an Sprossen, welche bis in den Herbst hinein sich entwickeln, also zuletzt unter relativ sehr ungünstigen äußeren Bedingungen, nicht selten eine sehr auffällige Anisophyllie sich in der Ausbildung der jüngsten Blätter (Blattpaare) einstellt, z. B. (bei *Cornus sanguinea*), indem das äußere (untere, besser beleuchtete) Endblatt als Laubblatt, das innere schuppenförmig sich gestaltet. An *Symphoricarpus*

---

[1] Diese Sitzungsberichte, Bd. 103 (1894), p. 657.

racemosa, welches gewöhnlich keine Anisophyllie darbietet, werden im Herbste anisophylle Paare gebildet etc.

Nun habe ich an zahlreichen Gewächsen die Beobachtung gemacht, daß an verkümmernden Sprossen häufig selbst im Frühling eine sehr stark ausgesprochene Anisophyllie zu stande kommt, z. B. an *Viburnum Lantana*, wo die äußeren Blätter fünf- bis zehnmal größer werden als die gleichalterigen inneren, oder an *Syringa vulgaris* und *S. persica*, welche gewöhnlich keine Spur von Anisophyllie erkennen lassen.

Es wird wohl angenommen werden dürfen, daß hier derselbe Fall vorliegt, den ich oben bezüglich trocken gezogener oder in Wasserkultur gehaltener Roßkastanien vorgeführt habe, daß die Neigung zur Anisophyllie an verkümmernden Sprossen besonders vorherrscht und hier die ungleiche Beleuchtung zu einer Bevorzugung der stärker beleuchteten Blätter führt. Es ist wohl nicht mehr zu bezweifeln, daß auch hier die stärker beleuchteten Blätter den schwächer beleuchteten Wasser entziehen und dadurch das Wachstum der letzteren herabgesetzt wird.

IV.

Wenn ich im vorhergehenden den Einfluß der korrelativen Transpiration auf das Zustandekommen der Anisophyllie nachgewiesen habe, so will ich selbstverständlich damit nicht behauptet haben, daß Anisophyllie ausschließlich auf der genannten Erscheinung beruht.

Es geht ja aus meinen zahlreichen Untersuchungen, welche ich im Laufe von fast 30 Jahren der Anisophyllie gewidmet habe, deutlich genug hervor, daß wir es hier mit einer verwickelten, verschiedenartig ontogenetisch und phylogenetisch verursachten Erscheinung zu tun haben.[1]

Im Laufe der Jahre bin ich nach und nach zur Kenntnis mehrerer Ursachen der Anisophyllie gelangt. Es zeigte sich,

[1] Ich befinde mich diesbezüglich in völliger Übereinstimmung mit Göbel (Organographie, 1898, p. 219), welcher im Gegensatz zu anderen Forschern die Anisophyllie »als eine verwickelte, mit verschiedenen Faktoren im Zusammenhange stehende Erscheinung auffaßt, die aber ursprünglich überall eine von bestimmten, meist äußeren Faktoren veranlaßte sein dürfte«.

daß in extremen Fällen die Anisophyllie entweder ganz und gar auf ererbten Eigentümlichkeiten beruhe (z. B. bei den ternifoliaten Gardenien[1]) oder ganz und gar auf die Wirkung äußerer Einflüsse zurückzuführen sei, so daß man sogar im Experiment im stande ist, isophylle Sprosse in anisophylle umzuwandeln.[2]

Was ich vor Jahren als habituelle Anisophyllie bezeichnete (bei *Goldfussia anisophylla* etc.) ist vorwiegend oder ausschließlich auf ererbte Eigenschaften (Exotrophie) zurückzuführen, wobei aber zu beachten ist, daß höchstwahrscheinlich dieselben Ursachen, welche in der Ontogenese zur Anisophyllie führen, auch den Anlaß zu den uns erblich festgehalten entgegentretenden Formen der Anisophyllie geben.[3]

Die an unseren Holzgewächsen so häufig auftretende Anisophyllie (Roßkastanie, Ahorn etc.) ist hingegen in der Regel vorwiegend oder ausschließlich in der Individualentwicklung entstanden.

Ich will hier nur die uns bekannten Ursachen der ontogenetisch erfolgenden Anisophyllie insoweit in Betracht ziehen, als es erforderlich scheint, die obigen Beobachtungen über korrelative Transpiration in unser Wissen über das Zustandekommen der Anisophyllie richtig einzufügen.

In erster Linie ist die ungleichseitige Beleuchtung der später anisophyll werdenden Blätter die Ursache der genannten Erscheinung. Ich habe auf diese Punkte mehrmals den gebührenden Nachdruck gelegt,[4] war aber der Ansicht, daß die günstiger beleuchteten Blätter deshalb die größeren werden, weil sie infolge intensiveren Lichtes stärker wachsen und kräftiger assimilieren. Daß die größeren Blätter der anisophyllen Blattpaare tatsächlich stärker assimilieren, nämlich pro Flächeneinheit eine größere Menge organischer Substanz hervorbringen als die kleineren, ist von Dr. J. Schiller in einer Arbeit nach-

---

[1] Wiesner, Diese Sitzungsberichte, Bd. 103 (1894), p. 627.

[2] Wiesner, Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. XIII (1895), p. 492. Siehe hierüber ferner Figdor, ebenda, Bd. XXII (1904), p. 286 ff.

[3] Wiesner, Über ontogenetisch-phylogenetische Parallelerscheinungen. Verh. der k. k. zoolog.-botan. Gesellschaft, 1903, p. 426 ff.

[4] Diese Sitzungsberichte, Bd. 103 (1894), p. 655.

gewiesen worden, welche er in meinem Laboratorium ausführte.[1]

Aber die oben mitgeteilten Tatsachen zeigen, daß das Licht noch in ganz anderer Weise eingreift, um die Anisophyllie zu befördern. Die starke direkte Bestrahlung steigert die Transpiration der Sonnenblätter in so hohem Maße, daß bei nicht ausreichender Wasserzufuhr vom Boden her den gegenüberliegenden Schattenblättern Wasser entzogen wird, wodurch sie im Wachstum zurückbleiben. Je feuchter der Boden ist und je kräftiger die Sprosse sich entwickeln, desto mehr wird unter sonst gleichen Vegetationsbedingungen die Pflanze der Anisophyllie entgegenarbeiten. Bei Bodentrockenheit und bei schlechter Ernährung der Sprosse tritt hingegen die Anisophyllie in gesteigertem Maße auf, wobei die korrelative Transpiration, wie es nach den bisherigen Beobachtungen den Anschein hat, stets in besonders hohem Maße das Zustandekommen der Anisophyllie begünstigt.

Ich will hier noch auf eine weitere Form, in welcher das Licht in den Prozeß der Anisophyllie eingreift, die Aufmerksamkeit lenken. Wieder ist es die Roßkastanie, an welcher ich die betreffenden Beobachtungen anstellte.

Es wurde von mir geprüft, inwieweit die Anisophyllie der Roßkastanie schon im Knospenzustande ausgebildet ist. Es wurden fünfundzwanzig horizontal am Stamme zur Entwicklung gekommene Winterknospen ausgewählt, deren Tegmente zur Hälfte eine genau horizontale, zur Hälfte eine genau vertikale Symmetrieebene besaßen. Die ersteren — ich bezeichne sie als laterale — wurden ebenso gemessen wie die letzteren, die ich als mediane bezeichne, und zwar wurde die Länge der Blätter von je zwei gleichalterigen Blättern bestimmt. Hierauf ermittelte ich die Länge der lateralen und medianen in der Knospe befindlichen Laubblätter.

Die Länge der lateralen Tegmente und Laubblätter schwankten im Verhältnis von 100 : 105, wobei sich keinerlei Gesetzmäßigkeit in dem Verhältnis der rechts- zu den links-

---

[1] Über Assimilationserscheinungen der Blätter anisophyller Sprosse. Österr. botan. Zeitung, 1903.

liegenden ergab. Die Länge der medianen Tegmente schwankte im Verhältnis von 100:108, wobei die unteren Blätter im Durchschnitt die größeren waren. Man kann an diesen Zahlen ersehen, daß, wenn die Anisophyllie im Knospenzustand als vorhanden angenommen wird, der Unterschied zwischen den gleichalterigen großen und kleinen Blättern nur ein ganz minimaler sein kann.

Diese Knospen haben bei der Entfaltung das Bestreben, sich (negativ geotropisch) aufzurichten und manche dieser Knospen erreichen tatsächlich am schiefen Sprosse die vertikale Lage, so daß sie einer sehr ungleichen Beleuchtung und an sonnigen Tagen auch einer sehr ungleichen Bestrahlung durch die direkte Sonnenwirkung ausgesetzt sind. Nun tritt eine merkwürdige Erscheinung ein, welche ich früher nie noch beobachtet habe: Die aufgerichteten Knospen krümmen sich nach der Achse des Baumes zu; sie krümmen sich vom Lichte weg, so daß man den Eindruck bekommt, als wären sie negativ heliotropisch. Es ist dies aber — der von mir gewählten Terminologie zufolge kann ich mich nicht anders ausdrücken — eine phototrophische Krümmung (phototrophische Nutation), d. h. diese Krümmung erfolgt, weil die äußeren, stärker bestrahlten Blätter sich stärker entwickeln als die inneren und alle Blättchen noch zu einer Knospe vereinigt sind, die allerdings im Stadium beginnender Öffnung sich befindet. Die äußeren Blätter liegen, da sie sich stärker entwickeln als die inneren, an der Konvexseite der sich öffnenden Knospe.

Ich habe besonders auffallend diese phototrophische Krümmung an in Topf- oder Wasserkultur gehaltenen Bäumchen gesehen, welche von Süden her beleuchtet waren und von rückwärts her nur sehr schwaches Licht empfingen. Im Freien sind die Beleuchtungsunterschiede nicht so groß, als sie im Experiment hergestellt werden können, aber nichtsdestoweniger kann man diese Erscheinung auch im Freien sehr deutlich wahrnehmen.[1]

---

[1] Als ich meine Versuche über die »phototrophe Nutation« aufbrechender Laubknospen der Roßkastanie an in Wasserkultur gezogenen Bäumchen Herrn

Diese Erscheinung der phototrophischen Krümmung der sich öffnenden Laubknospen der Roßkastanie lehrt, daß das Licht im Beginne der Knospenöffnung die Anisophyllie der in der Knospe enthaltenen Blätter in hohem Maße begünstigt.

Hier greift das Licht in ganz anderer Weise in den Prozeß des Zustandekommens der Anisophyllie ein als in dem oben beschriebenen Falle, wo die durch das Licht enorm gesteigerte Transpiration des Sonnenblattes durch Absaugung die Entwicklung des Schattenblattes beeinträchtigt oder in dem oben gleichfalls schon erwähnten Falle, in welchem die Assimilationsenergie des Sonnenblattes im Vergleiche zum Schattenblatt gesteigert erscheint.

So schafft sich also die Pflanze durch das Licht selbst, und zwar in sehr verschiedener Weise, die Mittel, um die Sprosse durch das Zustandekommen der Anisophyllie in möglichst günstige Beleuchtungsverhältnisse zu versetzen.

V.

Noch möchte ich hier einige Bemerkungen vorbringen, welche auf den Zusammenhang der »Phototrophie« mit der korrelativen Transpiration hinweisen.

Prof. v. Höhnel gelegentlich eines Besuches des pflanzenphysiologischen Institutes demonstrierte, erinnerte er mich an Versuche, welche Vöchting vor Jahren »über den Einfluß der strahlenden Wärme auf die Blütenentfaltung der Magnolia« (Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. VI, 1888, p. 167 ff.) angestellt hatte. Die vor dem Aufblühen eintretende geotropische Aufrichtung der Knospen erfolgt in derselben Weise, wie ich es für die Laubknospen der Roßkastanie oben beschrieben habe. Dadurch kommen die Blütenknospen der Magnolie in die gleichen Strahlungsverhältnisse wie die Knospen der Roßkastanie; es sind nämlich die Knospen an der Vorderseite am stärksten, an der Hinterseite am schwächsten (oder gar nicht) bestrahlt. Ich vermute, daß auch beim Aufblühen der Magnolie eine phototrophische Nutation vorliegt, doch ließ sich dies aus Vöchting's Beschreibung nicht ableiten. Indeß läßt sich wohl das Zustandekommen der Krümmung kaum anders als durch Förderung der am meisten bestrahlten Blattgebilde erklären.

Ich habe das Wort »Phototrophie« schon mehrmals verwendet.[1] Ich verstehe darunter die einseitig gesteigerte Entwicklung einseitig beleuchteter oder einseitig stärker beleuchteter Pflanzen, Organe oder Gewebe.

Ein einseitig beleuchteter, z. B. an einer Wand oder am Waldrande stehender Baum bildet an der Seite stärkster Beleuchtung die größte Laubmasse aus. Die Anisophyllie, soweit sie durch direkte Wirkung des Lichtes zu stande kommt, bildet einen Spezialfall der Phototrophie. Die Epitrophie der Laubsprosse, soweit sie in der Ontogenese zu stande kommt (*Salix*, *Elaeagnus* etc.), desgleichen u. s. w.

Die Phototrophie kann in sehr verschiedenen Formen auftreten, nicht bloß in Form einer äußerlich erkennbaren Massenzunahme der Pflanze, der Organe oder des Gewebes an der Seite stärkster Beleuchtung. Ich habe schon oben auf eine neue Form der Phototrophie die Aufmerksamkeit gelenkt, welche als Krümmung (phototrophische Nutation) sich darstellt u. s. w.

Ich habe bisher die Ansicht vertreten, daß die Phototrophie sich als ein Prozeß einseitig verstärkter Assimilation und einseitig durch stärkeres Licht geförderten Blattwachstums[2] darstellt. Aber die oben vorgeführten, mit *Aesculus* ausgeführten Versuche haben gezeigt, daß das Licht noch in ganz anderer Weise bei dem Zustandekommen der Phototrophie beteiligt sein kann: Durch Steigerung der Transpiration (grüner Organe) im Sonnenlicht, wobei insbesondere bei ungenügender Wasserversorgung die Sonnenblätter den Schattenblättern das Wasser entziehen und eine Steigerung des Wachstums an der Sonnenseite und eine Retardation des Wachstums an der Schattenseite der einseitig beleuchteten Sprosse sich einstellt, welche von der Assimilationsenergie gänzlich unabhängig ist.

---

[1] Diese Sitzungsberichte, Bd. 104 (1895), p. 687 und Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, XIII (1895).

[2] Wiesner, Photom. Untersuchungen, I. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102 (1893).

Zusammenfassung.

Es wurde zunächst an abgeschnittenen Zweigen der Roßkastanie gezeigt, daß während der Entwicklung des Laubes die der Sonne exponierten Blätter so stark transpirieren, daß sie den gegenüberliegenden beschatteten Blättern das Wasser entziehen. Diese letzteren Blätter bleiben im Wachstum zurück, welken alsbald, um schließlich zu vertrocknen und abzufallen.

Dieses Verhalten ermöglicht es, an abgeschnittenen, sich entwickelnden Sprossen Anisophyllie hervorzurufen, ja sogar schon vorhandene Anisophyllie umzukehren.

Die enorm gesteigerte Transpiration der Sonnenblätter der Roßkastanie hat ihren Grund in der von dem Verfasser vor Jahren entdeckten Beschleunigung der Verdunstung infolge Anwesenheit von Chlorophyll, welches das einstrahlende Licht in Wärme umsetzt.

Auch an normal eingewurzelten Roßkastanien sind Erscheinungen wahrzunehmen, welche schließen lassen, daß die ungleiche Transpiration ungleich beleuchteter Blätter, zumal bei ungenügender Wasserzufuhr vom Boden her, im gleichen Sinne wie an abgeschnittenen Sprossen bei dem Zustandekommen der Anisophyllie mitwirkt.

Die durch ungleiche Transpiration bedingte Wasserverschiebung in den wachsenden Sprossen beeinflußt auch die Erscheinung der Phototrophie.

Eine neue Form der Phototrophie wurde vom Verfasser beobachtet und als phototrophe Nutation beschrieben.

Das, was ich als korrelative Transpiration bezeichne, stellt sich als ein Erscheinungskomplex dar, welcher durch ungleich stark an ein und derselben Pflanze auftretende Verdunstung hervorgerufen wird, wobei eine Wasserverschiebung in der Pflanze stattfindet, die vom »aufsteigenden Wasserstrom« verschieden ist und in sehr verschiedener Art sowohl in den Gestaltungsprozeß als in die Funktionen der Organe eingreift.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Verkümmernde Sprosse, an einem trocken gehaltenen Roßkastanienbäumchen zur Entwicklung gekommen. Die äußeren Blätter der anisophyllen Blattpaare sind die größeren.

Fig. 2. Abgeschnittene Sprosse der Roßkastanie, in feuchtem Sande an einem Südfenster stehend. *ab* anisophyll gewordene Blattpaare. *a* Sonnenblatt (nach Süd gewendet, insoliert), *b* Schattenblatt (nach Nord gewendet, beschattet), bereits stark welkend.

Fig. 3. Abgeschnittene Sprosse der Roßkastanie, unteres Sproßende in Wasser tauchend, an einem Südfenster stehend. *ab* anisophyll gewordenes Blattpaar. *a* Sonnenblatt (nach Süd gewendet, insoliert), *b* Schattenblatt (beschattet), welkend.

Tafel II.

Fig. 4. Sproß eines seit Jahren in Wasserkultur gezogenen Roßkastanienbäumchens. *ab* anisophylles Blattpaar. Das am stärksten besonnt gewesene Blättchen I im Vergleich zu den anderen stark entwickelt.

Fig. 5. Wie in Fig. 4, nur sind die am stärksten besonnt gewesenen Blättchen I, II stärker als die anderen vier Blättchen des Blattes *a* entwickelt.

Sämtliche Figuren nach photographischen, im pflanzenphysiologischen Institute von dem Assistenten Dr. A. Jenčič ausgeführten Aufnahmen.



Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.





Fig. 4.

Fig. 5.

Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.